

葉身のガス交換速度と気孔との関係

第1報 イネ科 C₃, C₄ 植物の気孔密度および孔辺細胞長

川満 芳信・縣 和一*・比屋根 真一
村山 盛一・野瀬 昭博**・新城 長有
(琉球大学農学部・*九州大学農学部)
1996年2月26日受理

要旨 : 葉身の気孔密度および気孔サイズとガス交換速度との関係を明らかにする第一段階として、本報ではイネ科植物の気孔密度および孔辺細胞長を調査し、亜科および C₃, C₄ 植物間の差異を検討した。その結果、C₄ 植物の気孔密度は、スズメガヤ亜科では 418.5, キビ亜科では 243.9 個 mm⁻² あり、夏型 C₃ 植物に比べ 1/2~1/3 であった。一方、ウシノケグサ亜科に属する冬型の C₃ 植物の単位面積当たりの気孔数は少なく、サイズは大きかった。イネ亜科に属する水稻は、イネ科植物の中で最も高い気孔密度を有していたが、サイズは小さかった。また、最高分けつ期の最上位完全展開葉に比べ出穂期の止葉の気孔密度は高く、特に、日印交雑品種でその傾向が顕著に認められた。イネ科植物において、気孔密度と気孔サイズは反比例の関係にあり、また、散布図における各亜科の分布はイネ科の系統樹と対応した。

キーワード : イネ科植物, 気孔密度, 孔辺細胞長, C₃・C₄ 光合成, 水稻

Relation between Leaf Gas Exchange Rate and Stomata I. Stomatal frequency and guard cell length in C₃ and C₄ grass species : Yoshinobu KAWAMITSU, Waichi AGATA*, Shin-ichi HIYANE, Seiichi MURAYAMA, Akihiro NOSE** and Choyu SHINJYO (College of Agriculture, University of the Ryukyus, Okinawa 903-01, Japan; *Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812, Japan)

Abstract : We measured stomatal frequency and guard cell length in the Gramineae and compared these components among the photosynthetic types and/or the subfamilies. The mean stomatal frequency of the Eragrostoideae was 418.5 no. mm⁻² and that of the Panicoideae was 243.9 no. mm⁻², which is a half to one third of C₃ summer types. On the other hand, C₃ plants growing in the winter season exhibited low stomatal frequency and large guard cell sizes. Rice plants, C₃ types in the Oryzoideae, had an extremely large number of stomata, but smaller guard cell sizes. In addition, the stomatal frequency in the flag leaves was higher than that of the fully expanded leaves at the maximum tiller number stage. In particular, this tendency was pronounced in the japonica-indica hybrids. The reciprocal relation between stomatal frequency and length of the guard cells was demonstrated, indicating that the distribution of the subfamily in the figure to be coincident with the direction in the evolution of the grass family.

Key words : C₃ and C₄ Photosynthesis, Gramineae, Guard cell length, Rice plants, Stomatal frequency.

植物の葉の光合成速度は気孔と気孔以外の要因によって大きく支配されている^{14,20}。気孔以外の要因としては、細胞間隙から葉肉細胞内の光合成サイトに至るまでのガス拡散過程に関わる要因および光化学系と CO₂ 固定系に関わる酵素の活性等をあげることができる。他方、気孔要因としては、気孔密度、気孔サイズ、分布パターンおよび気孔開度があげられる。

単位葉面積当たりの気孔数およびその開度が大きければガス拡散速度も促進され、光合成速度および蒸散速度は増大することが予想される。吉田^{28,29}) は、葉肉部分の能力が等しいオオムギの系統を用いた実験で、気孔数と光合成速度および蒸散速度との間に有為な正の相関関係を見いだしている。また、Misikin ら^{18,19}) はオオムギを用いた実験で、気孔密

度は蒸散速度との間に正の相関関係を示すものの、光合成速度に対しては何ら影響を及ぼさないとし、水利用効率の高い品種の選抜の可能性を示唆している。しかし、他の植物、特に水稻においても同様な傾向があるか否かは現在のところ不明である。

植物の葉の気孔は、両面に同程度分布するもの、裏面にのみ分布するもの、表面にのみ分布するものと様々で、また、そのサイズも一様ではない¹⁷。葉内部の光合成型が同じ場合、小さな気孔をたくさん有する方が蒸散速度を押え光合成作用を有利に導くのか、それとも、大きな気孔を少なく有する方が水利用効率を高める手段として有効であるのか、それらを詳細に検討した例⁷) は数少ない。

通常、湛水状態で栽培されている水稻の気孔密度は他の作物に比べ極めて高く、そのサイズは小さいことが知られている⁹)。また、生態型においても気

** 現在 : 佐賀大学農学部, 佐賀市本庄町, 840.

孔密度に差異が認められ¹⁰⁾、その変異の大小が生理的な場面との関連で議論されている。しかし、それらがガス交換速度、とりわけ光合成速度とどの様な関係にあるかを明確にした例^{10,11)}は少ない。

本報では、分類学、生理学に関する情報が豊富であるイネ科植物を供試して、葉の気孔密度およびそのサイズの違いを調べ、亜科レベルおよびC₃、C₄植物間に差異が認められるかどうか、更に、水稻が他の植物とどの程度異なるか比較、検討した。

材料と方法

供試材料は第1, 2表に示した通りである。水稻の栽培方法は前報¹¹⁾と同様である。種の同定は、北村ら¹³⁾に従った。水稻以外の材料は、自生地において、その種の生育が最も盛んな時期に、出穂しているものは避け、最上位完全展開葉を選び調査した。水稻は最高分けつ期には最上位完全展開葉を、また出穂期には止葉を用いた。葉は野外にてFAAで固定し、実験室に持ち帰りクロロフィルがほぼ完全に脱色された後に光学顕微鏡を用いて気孔密度、孔辺細胞長(長軸)を測定した。

気孔密度は葉身の中央部において1視野(1.56 mm²)当りの気孔数をカウンターを用いて計数した。気孔密度は種によって、また品種によっても葉の裏と表とでは異なる。そこで両面ともそれぞれ4視野調べ異固体からとった葉4枚の平均値で裏と表に分けて示した。なお、水稻の場合、気孔のサイズが他のものより小さく、また脱色が遅いためFAA固定した葉を直接検鏡調査することは困難である。そこで、水稻は特別に以下のようにレプリカをとって調べた。

FAAから取り出した葉片はしばらく水中に放置し、その後、水から取り出しガーゼで水分を除去した。葉片はロールしないように両面テープを用いて固定し、マニキュア液を葉面に薄めに、小面積(3×5 mm)塗った。2~3分経過してマニキュア液が固まると両面テープを用いてその部分を葉から剥し取った。両面テープのもう片方の面をスライドグラスに張り付け、常法に従って検鏡した。なお、このようにレプリカをとって測定した値と、葉を直接スライドグラスに置いて観察した場合の差はほとんど無かった。

結 果

まず、ガス拡散の主な経路である気孔の形態や単

位面積当たりの気孔数についてC₃植物とC₄植物との間に差異があるか否かを検討する。

第1表にはイネ科C₄、C₃植物についてそれぞれの気孔密度、孔辺細胞長および両者の積(SF×SL)を示した。イネ科は6亜科に分類され²⁵⁾、そのうちC₄種はスズメガヤ亜科(Eragrostoideae)、キビ亜科(Panicoideae)およびダンチク亜科(Arundinoideae)の一部に属する^{1,22)}。第1表にはその亜科全体がC₄種であるスズメガヤ亜科と、その大部分がC₄種から構成されるキビ亜科とに分け、また、C₃種はダンチク亜科、ウシノケグサ亜科(Festucoideae)、キビ亜科、イネ亜科(Oryzoideae)に分け平均値と標準偏差で示した。

スズメガヤ亜科は、気孔密度の裏と表の値は種によって異なり、亜科としての一定の傾向は認められない。表と裏の和は418.5±182.5個 mm⁻²、両者の平均値は209.2±91.3個 mm⁻²であった。C. *gayana*, E. *Coracana*の表の気孔密度は他と比べ極端に低かった。孔辺細胞長は、一般に裏面の方が大きくなる傾向にあり、また、その平均値は25.5±5.1 μmで偏差が大きかった。SF×SLは、単位葉面積当たりの気孔の占める割合を示すもので、種間ばかりでなくC₃、C₄植物間の比較にも有効なパラメーターと考えられる。スズメガヤ亜科のSF×SLは4,831±1,441 μm 個 mm⁻²であった。

キビ亜科では、気孔は裏面に多く分布し亜科全体の両面の平均は124.9±51.2個 mm⁻²で、また、表裏の和も243.9±99.9個 mm⁻²と、スズメガヤ亜科に比べ少なかった。しかし、孔辺細胞の長さは36.7±6.5 μmで、スズメガヤ亜科に比べて約11 μm程長かった。SF×SLは4,448±1,661 μm 個 mm⁻²で、両亜科ともほぼ同じ値であった。個々の種をみると、メシヒバ(*D. sanguinalis*)の表の気孔密度が極端に少ないのが特徴的である。ヒエ(*Echinochloa Crus-galli* var. *frumentacea*)は、水稻と同様湛水状態で生育しているのにも関わらず、後述する水稻に比べ気孔密度は低かった。

次に、C₃植物について述べる。C₃植物は生態的に夏型と冬型に分けることができる。水稻は夏型のC₃植物に属するが、人為的にかなり品種改良が進んでいること、加えて湛水状態という特殊な条件下で栽培されていることと理由で、これらとは別にして第2表に示した。

冬型のC₃植物は夏型のそれに比べ気孔密度は極めて低く(81.7±23.7個 mm⁻²)、一方、孔辺細胞

Table 1. Stomatal frequency and guard cell length in C₃ and C₄ grass species.

Subfamily Species	Stomatal frequency (no. mm ⁻²)				Guard cell length (μm)			SF×SL**
	adaxial	abaxial	mean	total	adaxial	abaxial	mean	
Eragrostoideae (C ₄)								
<i>Chloris gayana</i>	14.0	602.5	308.3	616.5	19.0	18.4	18.7	5765
<i>Cynodon Dactylon</i>	212.7	219.5	216.1	432.2	20.7	22.5	21.6	4668
<i>Eleusine Coracana</i>	19.2	76.2	97.7	195.4	29.3	35.3	32.3	3156
<i>Eragrostis ferruginea</i>	187.7	85.6	136.7	273.3	25.2	30.1	27.7	3787
<i>Leptochloa chinensis</i>	383.1	308.6	345.9	691.7	22.0	22.2	22.1	7644
<i>Sporobolus elongatus</i>	123.6	104.4	114.0	228.0	32.1	34.3	33.2	3785
<i>Zoisa japonica</i>	226.9	82.4	154.7	309.3	21.1	27.3	24.2	3744
<i>Z. tenuifolia</i>	349.1	252.1	300.6	601.2	19.6	21.0	20.3	6102
Mean	202.0	216.4	209.3	418.5	23.6	26.4	25.0	4831
and S.D.	±113.9	±168.1	±91.3	±182.5	±4.5	±5.9	±5.1	±1441
Panicoideae (C ₄)								
<i>Arundinella hirta</i>	50.6	73.4	62.0	124.0	48.0	45.2	46.6	2889
<i>Coix Lacryma-Jobi</i> var. ma-yuen	52.2	102.4	77.3	154.6	50.6	52.2	51.4	3973
<i>Digitaria sanguinalis</i>	2.9	118.8	60.9	121.7	42.8	39.6	41.2	2509
<i>Echinochloa Crus-galli</i>	104.9	169.6	137.3	274.5	34.6	33.2	33.9	4654
<i>E. Crus-galli</i> var. edulis	66.1	92.5	79.3	158.6	34.5	37.8	36.2	2871
<i>E. Crus-galli</i> var. frumentacea	99.0	140.3	119.7	239.3	29.8	30.7	30.3	3627
<i>E. Crus-galli</i> var. hispidula	131.0	194.7	162.9	325.7	33.0	31.2	32.1	5229
<i>Imperata cylindrica</i>	212.4	286.5	249.5	498.9	19.8	25.1	22.5	5614
<i>Miscanthus sinensis</i>	162.9	292.2	227.6	455.1	34.2	32.3	33.3	7579
<i>Panicum antidotale</i>	119.3	126.1	122.7	245.4	28.6	28.9	28.8	3534
<i>P. coloratum</i>	125.2	113.4	119.3	238.6	32.7	38.4	35.6	4247
<i>P. dichotomiflorum</i>	108.1	89.7	98.9	197.8	33.4	36.5	35.0	3462
<i>Paspalum ditatum</i>	55.9	86.9	71.4	142.8	35.8	34.7	35.3	2520
<i>P. distichum</i>	142.6	117.6	130.1	260.2	35.0	33.7	34.4	4475
<i>Pennisetum alopecuroides</i>	177.2	96.3	136.8	273.5	28.8	34.2	31.5	4309
<i>Saccharum officinarum</i> cv. Badira	137.1	292.2	214.7	431.2	37.3	37.4	37.4	8030
<i>S. sinense</i> cv. Yomitanzan	104.8	182.0	143.4	286.7	39.2	42.7	41.0	5879
<i>S. spontaneum</i> cv. Tainan	47.5	169.1	132.1	216.1	42.4	37.0	39.7	5244
<i>S. spp.</i> cv. NCo310	95.1	176.7	183.5	271.8	44.6	46.4	45.6	8368
<i>Sorghum bicolor</i>	80.5	127.4	104.0	207.9	39.5	40.5	40.0	4160
<i>S. sudanense</i>	94.7	116.6	105.7	211.3	30.6	32.3	31.5	3330
<i>Stenotaphrum seundatum</i>	55.9	46.6	51.3	102.5	36.3	36.5	36.4	1867
<i>Vetiveria</i> sp.	89.0	136.4	112.7	225.4	33.1	34.6	33.9	3821
<i>Zea mays</i>	77.7	112.4	95.1	190.1	49.3	48.3	48.8	4565
Mean	99.7	144.2	124.9	243.9	36.4	37.1	36.7	4448
and S.D.	+46.1	±65.4	±51.2	±99.9	±7.1	±6.3	±6.5	±1661
Arundinoideae (C ₃)								
<i>Arundo donax</i> *	212.6	300.6	256.6	513.2	31.9	35.0	33.5	8596
Festucoideae (C ₃)								
<i>Agropyron tsukusiense</i>	50.7	24.3	37.5	75.0	54.8	53.2	54.0	2025
<i>Avena sativa</i>	63.4	54.2	58.8	117.6	60.6	54.8	57.7	3393
<i>Bromus catharticus</i>	47.4	35.2	41.3	82.6	57.0	59.8	58.4	2412
<i>Hordeum vulgare</i> var. hexastichon	28.5	22.9	25.7	51.4	61.4	62.5	62.0	1593
<i>Phalaris arundinacea</i> *	178.5	168.7	173.6	347.2	27.9	27.6	27.8	4826
Panicoideae (C ₃)								
<i>Hymenachne indica</i> *	114.4	89.3	101.9	203.7	58.5	61.6	60.1	6124
<i>Panicum bisulcatum</i> *	240.7	197.3	219.0	438.0	35.8	38.4	37.1	8125
Oryzoideae (C ₃)								
<i>Zizania latifolia</i> *	512.9	606.0	559.8	1119.5	15.7	17.1	16.4	9181
Mean and S.D.								
*Summer type	251.8	272.5	262.2	524.3	34.0	35.9	35.0	7370
	±137.2	±180.2	±157.5	±315.0	±14.0	±14.8	±14.4	±1636
Winter type	47.5	34.2	40.8	81.7	58.4	57.6	58.0	2356
	±12.5	±12.5	±11.9	±23.7	±2.7	±3.7	±2.8	±665

Note: **Mean stomatal frequency X mean guard cell length (μm no.⁻¹ mm⁻²).

Table 2. Stomatal frequency and guard cell length in rice plants (*Oryza sativa* L.)

Cultiver	Stomatal frequency (no. mm ⁻²)				Guard cell length (μm)			SF×SL**
	adaxial	abaxial	mean	total	adaxial	abaxial	mean	
Chyokai	348.5	446.2	397.4	794.7	22.6	22.4	22.5	8942
Chyugoku 91	404.2	483.0	443.6	887.2	23.8	24.0	23.9	10602
CP-231	399.1	501.1	450.1	900.2	24.2	23.5	23.9	10757
Dee-geo-woo-gen	321.1	435.9	378.5	757.0	24.0	23.9	24.0	9084
Dee-geo-woo-gen*	411.9	553.2	482.6	965.1	24.2	24.0	24.1	11631
Gikoho	277.5	328.8	303.2	606.3	22.8	22.6	22.7	6883
Ginbozu	355.4	451.3	403.4	806.7	22.6	23.7	23.2	9359
Hoyoku	315.1	394.8	355.0	709.9	24.4	25.5	25.0	8875
Hoyoku*	418.8	573.7	496.3	992.5	18.8	17.6	18.2	9033
Iri 338	366.5	308.7	337.6	675.2	21.3	21.7	21.5	7258
Ishikari	358.0	426.5	392.3	784.5	23.1	23.3	23.2	9101
IR-8	433.3	543.8	488.6	977.1	21.0	20.6	20.8	10163
IR-8*	473.6	648.3	561.0	1121.9	19.8	19.2	19.5	10940
IR-1561	412.8	531.8	472.3	944.6	21.9	21.3	21.6	10202
IR-1561*	542.9	740.7	641.8	1283.6	19.3	19.2	19.3	12387
IR-2061	302.3	452.1	377.2	754.4	22.1	21.3	21.7	8185
IR-2061*	496.7	641.4	569.1	1138.1	18.6	19.2	18.9	10756
Kamairazu MC-134	308.3	417.0	362.7	725.3	23.6	23.5	23.6	8560
Kamairazu MC-134*	394.0	465.9	420.0	859.9	22.4	23.2	22.8	9576
Kamenoo	342.5	414.5	378.5	757.0	24.9	25.7	25.3	9576
Kinmaze	393.9	495.8	444.9	889.7	22.0	22.5	22.3	9921
Kinmaze*	420.5	555.8	488.2	976.3	21.7	21.1	21.4	10447
Koshijiwase	332.3	415.3	373.8	747.6	24.5	24.9	24.7	9233
Koshihikari	311.7	419.6	365.7	731.3	24.7	24.2	24.5	8960
Matsumae	354.5	471.0	412.8	825.5	24.2	24.6	24.4	10072
Milyang 23	383.6	479.6	341.6	863.2	21.8	23.0	22.4	7652
Milyang 23*	613.1	836.6	724.9	1449.7	17.0	17.2	17.1	12396
Milyang 25	445.3	577.2	511.3	1022.5	21.0	21.2	21.1	10788
Milyang 25*	542.9	637.1	590.0	1180.0	19.3	19.9	19.6	11564
Nagiho	343.0	452.2	397.6	795.2	23.4	23.5	23.5	9344
Nishihomare	366.5	469.3	417.9	835.8	22.1	21.7	21.9	9152
Nishihomare*	489.8	608.0	548.9	1097.8	17.5	17.7	17.6	9661
Nipponbare	360.5	480.4	420.5	840.9	22.9	22.7	22.8	9587
Norin 18	369.9	453.0	411.5	822.9	23.8	24.0	23.9	9835
Norin 18*	393.9	563.5	478.7	957.4	19.7	20.3	20.0	9574
Omachi	346.0	459.9	403.0	805.9	23.8	23.6	23.7	9551
Omachi*	417.9	573.8	495.9	991.7	22.9	22.7	22.8	11307
Raikei	438.4	589.2	513.8	1027.6	22.1	21.7	21.9	11252
Raikei*	645.7	843.5	774.6	1489.2	18.0	18.0	18.0	13943
Rasht 507	407.6	587.5	497.6	995.1	22.4	22.2	22.3	11096
Reiho	372.1	439.3	405.2	811.4	23.5	24.8	24.2	9806
Reiho*	438.4	574.6	506.5	1013.0	21.0	19.9	20.5	10383
Reimei	356.2	482.1	419.2	838.3	24.2	22.7	23.5	9851
Rikku 132	340.0	379.3	359.7	719.3	25.5	25.7	25.6	9208
R-P-9-3	459.0	661.1	560.1	1120.1	21.2	20.9	21.1	11818
R-P-9-3*	529.2	799.8	664.5	1329.0	20.6	21.9	21.3	14154
Sawanohana	365.7	449.6	407.7	815.3	22.6	23.1	22.9	9336
Sweon 258	435.0	569.5	502.3	1004.5	23.5	24.3	23.9	12005
Sweon 258*	548.1	725.3	636.7	1273.4	19.2	18.9	19.1	12161
Sweon 262	414.5	507.0	460.8	921.5	20.3	21.0	20.7	9539
Taichung 65	302.3	433.3	367.8	735.6	21.5	22.4	22.0	8092
Taichung 65*	422.2	532.6	477.4	954.8	20.8	21.3	21.1	9440
Taichung-sen 10	417.5	516.4	467.0	933.9	23.9	22.6	23.3	10881

Table 2. のつづき

Cultiver	Stomatal frequency (no. mm ⁻²)				Guard cell length (μm)			SF×SL**
	adaxial	abaxial	mean	total	adaxial	abaxial	mean	
Taichung-seniku 204	398.2	532.6	465.4	930.8	23.2	22.9	23.1	10751
Taichung-seniku 204*	587.5	784.4	686.0	1371.9	19.7	19.9	19.8	13583
Tainoo 67	339.1	436.7	387.9	775.8	23.8	23.6	23.7	9193
Tainoo 67*	465.9	609.7	537.8	1075.6	20.3	19.8	20.1	10810
Toyonishiki	322.0	403.3	362.7	725.3	24.5	24.2	24.4	8850
Yaeho	390.5	477.8	434.2	868.3	22.2	23.2	22.7	9856
Yukara	382.8	438.4	410.6	821.2	23.3	23.7	23.5	9649
Mean and S.D.								
Maximum tiller number stage	368.1	468.6	416.2	836.7	23.0	23.1	23.1	9581
	±43.4	±68.1	±54.7	±106.9	±1.2	±1.3	±1.2	±1093
*Heading stage	487.0	645.7	565.8	1132.7	20.0	20.1	20.1	11250
	±75.1	±107.8	±95.9	±180.1	±1.8	±1.9	±1.8	±1506

Note: **Mean stomatal frequency X mean guard cell length (μm no.⁻¹ mm⁻²).

長はイネ科植物中最も大きかった (58.0±2.8 μm), また, 夏型 C₃ 植物に属するマコモ (*Z. latifolia*) の気孔は水稻のそれに類似しており, SF×SL は 9181 μm 個 mm⁻² と以下に述べる水稻に近い値であった。

水稻品種の最高分けつ期の気孔密度は, 冬型 C₃ 植物の 10 倍, キビ亜科の 3.6 倍, スズメガヤ亜科の 2 倍であった (第 2 表)。SF×SL で比較しても, 冬型 C₃ 植物の 4 倍, C₄ 植物の 2 倍であった。水稻品種の中でも, 水原 258 号の SF×SL は 12,005 μm 個 mm⁻² と極端に高かった。一方, 出穂期の止葉の気孔密度は, 最高分けつ期のそれに比べ高くなる傾向にあった。特に, 日印交雑品種の止葉気孔密度の変化が著しく, 密陽 23 号の場合, 587 個・mm⁻² の増加が見られた。最高分けつ期の平均気孔密度は 836.7±106.9 個 mm⁻² で, 出穂期では 1,132.7±180.1 個 mm⁻² となり平均で約 300 個増えた。水稻全品種を込みにした SF×SL は 10,120±1,459 μm 個 mm⁻² であった。

以上, 気孔密度および孔辺細胞長において C₃ 植物と C₄ 植物間で明らかに差異が認められた。しかし, 単位葉面積当たりの気孔数が増大すればその分だけ気孔サイズは減少する (第 1 図)。両者の関係は反比例の関係にあり一本の非線形で近似することができた。また, 漸近線を有することも明らかとなり, C₃ 植物と C₄ 植物は特徴的に分布していた。

考 察

イネ科植物の気孔は亜鈴型で, 双子葉植物のそれ

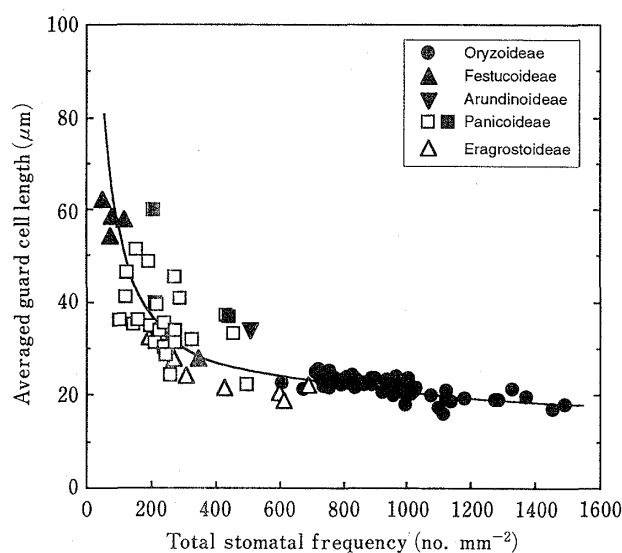


Fig. 1 Relationship between averaged guard cell length and total stomatal frequency in grass species. Closed and open symbols are designating the C₃ and C₄ species, respectively. See Tables 1 and 2 for the species and variety name.

とは区別される^{6,17)}。気孔密度およびそのサイズは様々な環境条件によって, また種, 品種間ではもとよりそれら内でも変化する¹⁷⁾。双子葉植物の大豆では, 光強度の異なる条件で生育させると, 気孔密度は強光下で増加し, また, 温度を変えて生育させた場合, 裏面の気孔密度だけが影響を受け, 表の気孔は変化しないことがある²⁾。一般に, 気孔密度は陰葉に比べ陽葉で高く, また, 高湿度に比べ低湿度および乾燥土壌で高くなる傾向にある^{12,17)}。

気孔密度は葉位によっても変化し、上位葉で高く下位葉で低くなる傾向にある^{3,15,18,21,24,26,30,31}。また、同一葉内では、先端部で低く基部で高くなる場合²⁴、部位による差がない場合⁵、葉身中央部で高く葉縁や先端または基部で減少する場合³¹などが知られている。

本報では、上述の要因を考慮しながら同一条件下で成育している植物体から同時期にサンプリングを行いC₃、C₄植物41種、水稻41品種の気孔密度および孔辺細胞長を調べた(第1,2表)。その結果、亜科レベルでは、イネ亜科の気孔密度が極めて高く、次いでダンチク亜科、スズメガヤ亜科、キビ亜科、ウシノケグサ亜科の順に低下した。しかし、ダンチク亜科は調査した固体数が1種であり、亜科全体でどのような値をとるのか明確にはできなかった。とりわけ、本研究では調査できなかったが、C₄植物が起源した¹⁾と言われる *Danthonieae* の気孔密度が亜科レベルでどの位置に分布するかは興味もたれる。孔辺細胞長は気孔密度とは逆の傾向を示し、イネ亜科で小さく、ウシノケグサ亜科で大きかった。

次に、C₃、C₄植物間の気孔密度、孔辺細胞長の差異について考察する。Das & Santakumari⁴⁾は、双子葉植物の気孔密度を調べ、C₃植物がC₄植物に比べ高いことを報告している。また、C₄植物は表の気孔密度が裏に比べ高いことも特徴の一つとして述べている。一方、上堂⁷⁾は、単子葉および双子葉植物も含めたうえでC₃、C₄植物間の差異を調べ、気孔密度および孔辺細胞長においては差は無く、SF×SLにおいてのみ5%水準で有意差が認められたとしている。これは、系統的に離れた種を込みにして比較したためと考えられる。本報で明らかにしたように、光合成型の異なる植物を単純に比較すると偏差が増大して有意差は認められなくなる。C₄植物に関しては全て夏季に生育するため問題無いと考えられるが、C₃植物は生態的にみて夏に生育するものや秋から春にかけて生育するものなど、様々なタイプが存在し、単純に平均化することは困難である。

このC₃植物を夏型と冬型とに分けて光合成型間で比較すると、C₄植物の気孔密度は夏型C₃植物に比べ少なく、冬型C₃植物に比べ多い。夏型C₃植物の気孔は小型且つ高密度で、冬型C₃植物の気孔は大型で且つ低密度である。このように生態型で気孔特徴が異なった原因として、季節によって変化する

温度、湿度環境への適応の現れと考えられる。すなわち、冬型C₃植物が生育する冬～春季は気温は低く葉面飽差は比較的低い。一方、夏季は温度、葉面飽差ともに高く、3 KPaを越す日も多い。C₃植物はこのような環境条件に適応するため葉の気孔の形態を著しく変化させたと考えられる。しかし、夏型C₃植物の大半が湛水もしくは比較的湿潤な地域に広く分布している事実²³⁾は、蒸散要求量が大きく、併せて葉の気孔密度が高いため蒸散による水の損失を補う手段として根系による吸水を高く維持できる条件下に生育せざるを得ないからとも考えられる。一方、夏型C₃植物は光合成の最適温度付近に葉温を維持するため蒸散を盛んにしている²⁷⁾とも言われる。

イネ科C₃植物の気孔伝導度は、葉面飽差に対して敏感に反応し、一方、C₄植物の気孔伝導度はほとんど反応しない場合が多い^{9,12)}。言い換えるならば、気孔密度の高い植物は空気湿度に対して敏感である。また、空気湿度の異なる条件下で約4週間程生育させ、その後、葉面飽差の影響を調べたところ、C₃植物では気孔伝導度の反応パターンは変化せず絶対値だけが大きく変化した¹²⁾。一方、C₄植物ではその反応パターンも絶対値もほとんど変化しなかった¹²⁾。以上の結果は、これら植物が形態的变化と同様に環境ストレスに対しても異なった反応形式を既に獲得していたためと考えられる。

気孔密度と気孔サイズとの関係は反比例の関係にあり、単位面積当たりの気孔数が増えればサイズは小さくなり、減少すれば大きくなる(第1図)。ところが、気孔密度600~1400個mm⁻²の範囲内では、単位気孔数が著しく変化したのに対し、気孔サイズはほとんど変化しない。このグループには主に水稻品種が含まれ、葉の維管束間距離がC₄植物に比べ極めて長い植物群である⁹⁾。これら植物の気孔密度と光合成速度および蒸散速度との関係を調べたところ、ピーク値を有する山型を描いて変化し、ガス交換速度には最適気孔密度の存在が示唆された^{10,11)}。したがって、過剰な気孔数の増大はガス交換に対してはマイナス効果であり、他の要因との関係が大きいと考えられる。

C₄植物における気孔密度と気孔サイズとの関係は冬型C₃植物グループと夏型C₃グループの中間に分布している(第1図)。特に、その分布域は曲線の変曲点付近に位置し、夏型C₃植物(*Panicoideae*)の一部も混在している。この分布パ

ターンは C_4 植物の進化を考えると、夏型 C_3 植物から分化したのか、または、冬型 C_3 植物から分化したのかを決める上で非常に興味深いものがある¹⁾。たとえば、イネ科の系統樹と関連させると、ある一定の対応関係が認められる。イネ科は、イネ亜科、ダンチク亜科、キビ亜科、ズメガヤ亜科、ウシノケグサ亜科の順に進化したと言われる^{22,25)}。すなわち、第1図では右下から左上の方向に向かって変化したと考えられる。

イネ科植物に限らず葉の気孔密度は光合成と密接に関係しており、両者は同調して変化してきたことに疑う余地はない。特に、乾燥条件に対する適応の結果として C_3 型植物から分化したと言われる C_4 型光合成の進化においても気孔密度が直接関わったと考えられる。

Woodward³²⁾ は過去 200 年の標本の気孔密度を調べ、その間気孔密度は 40% 減少してたとし、その原因として、 CO_2 濃度の上昇を指摘している。イネ科で同様な変化が見られるかどうかは報告されていないが、もし同様な変化があるとすれば、第1図では右から左側へ変化したことになる。この点に関しては今後の研究に期待したい。

引用文献

- Brown, W. V. 1977. The kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. Mem. Torr. Bot. Club 23: 1-97.
- Ciha, A. J. and W. A. Brun 1975. Stomatal size and frequency in soybeans. Crop Sci. 15: 309-312.
- Cole, D. F. and A. K. Dobrenz 1970. Stomatal density of Alfalfa (*Medicago sativa* L.). Crop Sci. 10: 61-63.
- Das, V. S. R. and M. Santakumari 1977. Stomatal characteristics of some dicotyledonous plants in relation to the C_3 and C_4 pathways of photosynthesis. Plant Cell Physiol. 18: 935-938.
- Dobrenz, A. K., L. N. Wright, A. B. Humphrey, M. A. Massengale and W. R. Kneebone 1969. Stomatal density and its relationship to water use efficiency of blue panicgrass (*Panicum antidotale* Retz.). Crop Sci. 9: 354-357.
- Esau, K. 1965. Plant anatomy, 2nd Ed. Wiley, New York. 1-767.
- 上堂秀一郎 1986. 畑作物の水分代謝と気孔特性に関する実験生態学的研究. 愛媛大学農学部紀要 31: 1-130.
- Kawamitsu, Y., S. Hakoyama, W. Agata and T. Takeda 1985. Interveinal distances corresponding to anatomical types in grasses. Plant Cell Physiol. 26: 589-593.
- , W. Agata and S. Miura 1987. Effects of vapour pressure difference on CO_2 assimilation rate, leaf conductance and water use efficiency in grass species. J. Fac. Agr., Kyushu Univ., 31: 1-10.
- 川満芳信・魏錦城・縣 和一 1989. 水稻葉身の光合成速度と気孔密度との関係について. 日作紀 58 (別2): 97-98.
- ・———・片山忠夫・縣 和一 1989. 水稻における光呼吸速度の品種間差異. 九大農学芸誌 43: 135-144.
- Kawamitsu, Y., S. Yoda and W. Agata 1993. Humidity pretreatment affects the responses of stomata and CO_2 assimilation to vapor pressure difference in C_3 and C_4 plants. Plant Cell Physiol. 34: 113-119.
- 北村四郎・村田 源・小山鐵夫 1979. 原色植物図鑑. 草本編 [III] 単子葉類. 保育社, 大阪. 1-464.
- Kramer, P. J. and J. S. Boyer 1995. Water relation of plants and soils. Academic Press London. 1-495.
- Liang, G. H., A. D. Dayton, C. C. Chu and A. J. Casady 1975. Heritability of stomatal density and distribution on leaves of grain sorghum. Crop Sci. 15: 567-570.
- Maruyama, S. and K. Tajima 1990. Leaf conductance in Japonica and Indica rice varieties. I. Size, frequency, and aperture of stomata. Jpn. J. Crop Sci. 59: 801-808.
- Meidner, H. and T. A. Mansfield 1968. Physiology of stomata. McGRAW-HILL, London. 1-179.
- Miskin, K. E. and D. C. Rasmusson 1970. Frequency and distribution of stomata in barley. Crop Sci. 10: 575-578.
- , ——— and D. N. Moss 1972. Inheritance and physiological effects of stomatal frequency in barley. Crop Sci. 12: 780-783.
- Parkhurst, D. F. 1994. Diffusion of CO_2 and other gases inside leaves. New Phytol. 126: 449-479.
- Shearman, R. C. and J. B. Beard 1972. Stomatal density and distribution in *Agrostis* as influenced by species, cultivar, and leaf blade surface and position. Crop Sci. 12: 822-823.
- 武田友四郎・福山正隆 1971. イネ科植物における光合成に関する研究. 第1報. イネ科植物の亜科レベルにおける光合成速度とその系統関係. 日作紀 40: 12-20.
- ・縣 和一・箱山 晋・田中日吉 1971. 休耕田の植生遷移に関する研究. 第2報 休耕田におけるイネ科の C_3 型および C_4 型雑草の生態的分布と土壌水湿との関係. 日作紀 46: 558-568.
- Tan., G. Y. and G. M. Dunn 1975. Stomatal length, frequency, and distribution in *Bromus inermis* Leyss. Crop Sci. 15: 283-286.
- 館岡亜緒 1959. イネ科植物の解説. 明文堂, 東京.

- 1—151.
26. Teare, I. D., C. J. Peterson and A. G. Law 1971. Size and frequency of leaf stomata in cultivars of *Triticum aestivum* and other *Triticum* species. *Crop Sci.* 11: 496—498.
27. 角田重三郎 1987. 草型研究の歴史と展望. 育種学最近の進歩 28: 29—39.
28. 吉田智彦 1976. オオムギの気孔数について I. 気孔数と光合成速度との関係. 育種 26: 130—136.
29. ——— 1976. オオムギの気孔数について II. 気孔の分布と気孔数の品種間差異および遺伝力. 育種 27: 91—97.
30. ———・鈴木 守 1977. 稲葉身気孔密度の品種間差異. 日作九州支部 44: 11—12.
31. ——— 1978. 二・三の環境条件が稲葉身気孔密度に及ぼす影響. 日作紀 47: 506—514.
32. Woodward, F. I. 1987. Stomatal number are sensitive to increases in CO₂ from preindustrial levels. *Nature* 327: 617—618.
-